

Umweltfaktoren und die Diversität von Großpilzen: eine Analyse mit Ellenbergschen Zeigerwerten

HANS HALBWACHS & CLAUS BÄSSLER

HALBWACHS H, BÄSSLER C (2013): Environmental factors and the diversity of macrofungi: An analysis with Ellenberg indicator values. *Zeitschrift für Mykologie* 79/2: 583-600.

Key words: Fungi, ecology, Ellenberg, indicator values, environmental factors, diversity, productivity

Summary: Plants can be characterised by environmental indicator values according to Ellenberg, e.g. soil moisture and pH, or the thermal budget of a habitat. Although these indicator values are being successfully used in many biological disciplines, their use in fungal ecology remains limited. This study first of all aimed at testing the correlation between Ellenberg indicator values and the environmental factors temperature, canopy closure, moisture index and acidity (pH). In a further step we investigated the relationship between these factors and various measures for diversity and productivity (biomass) of fruit bodies of terricolous macrofungi (alpha and beta diversity) following an elevational gradient in the Bavarian Forest. Ectomycorrhizal and saprotrophic fungi were separately analysed, because of their differing nutritional modes.

All correlations between the Ellenberg indicator values and the environmental factors were significant. The species diversity of both guilds significantly increased with temperature. The species composition distinctly changed along the environmental gradient for both guilds. Contrary to the ectomycorrhizal fungi the saprotrophic fungi were strongly dependent on the environmental factors, particularly on canopy closure. Conversely the phylogenetic diversity significantly decreased with increasing pH, but only within the saprotrophic guild. Overall the distinct effect of canopy closure (light index) on almost all diversity measures studied was remarkable.

The study presented here shows that the Ellenberg concept of indicator values is well suitable for answering questions in fungal ecology. Pros and cons compared to measured abiotic factors are discussed. In addition, the study shows that the effects of these factors can strongly differ between the trophic guilds (mutualistic versus saprotrophic). More studies are needed to investigate the differences of diversity patterns between the trophic guilds in view of their functions within the ecosystem „Mountain Spruce Forest“, e.g. tree growth and nutrient cycling.

Zusammenfassung: Pflanzen können Zeigerwerte nach Ellenberg für eine Reihe von Umweltfaktoren zugeordnet werden, z. B. Bodenfeuchte und pH oder der Wärmehaushalt eines Habitats. Obwohl sich diese Zeigerwerte in vielen Bereichen der Biologie bewährt haben,

Anschriften der Autoren: Hans Halbwachs, Bayerische Mykologische Gesellschaft, Danzigerstr. 20, D-63916 Amorbach, Deutschland, Korrespondierender Autor: E-Mail: halb.wax@online-home.de; Claus Bässler, Nationalpark Bayerischer Wald, Freyungerstr. 2, D-94481 Grafenau, Deutschland, Telefon: ++49-8552-9600-157, Fax: ++49-8552-960010

werden sie bislang bei pilzökologischen Fragestellungen kaum genutzt. Ziel dieser Studie war es zunächst, den Zusammenhang zwischen Ellenbergischen Zeigerwerten und den Umweltfaktoren Temperatur, Beschirmungsgrad, Feuchtigkeitsindex und pH-Wert zu testen. In einem weiteren Schritt sollte der Zusammenhang zwischen diesen mittleren Ellenbergischen Zeigerwerten und verschiedenen Maßzahlen für die Artenvielfalt und Produktivität (Biomasse) von Fruchtkörpern terricoler Großpilze (alpha- und beta-Diversität) entlang eines Höhengradienten im Bayerischen Wald aufgelöst werden. Ektomykorrhizabildende und bodensaprotrophe Pilze wurden in den Analysen separat betrachtet, da sie unterschiedlichen Ernährungsstrategien folgen.

Alle Korrelationen zwischen den Ellenbergischen Zeigerwerten und den Umweltfaktoren waren signifikant. Die Artenzahl beider Ernährungsgilden nahm signifikant mit der Temperatur zu. Die Zusammensetzung der Artengemeinschaften änderte sich entlang aller Umweltgradienten deutlich, und zwar in beiden Gilden. Im Gegensatz zu den ektomykorrhizabildenden Pilzen hing die Produktivität (Biomasse der Fruchtkörper am Probekreis) der bodensaprotrophen Pilze stark von den Umweltfaktoren ab, besonders vom Beschirmungsgrad. Die phylogenetische Vielfalt hingegen nahm mit zunehmendem pH-Wert signifikant ab, aber nur bei den bodensaprotrophen Pilzen. Insgesamt auffallend war der erhebliche Einfluss des Beschirmungsgrades (Lichtzahl) auf fast alle untersuchten Diversitätsmaße.

Die vorliegende Studie zeigt, dass das Ellenberg-Zeigerkonzept sehr gut geeignet ist, um pilzökologische Fragestellungen zu beantworten. Vor- und Nachteile gegenüber gemessenen abiotischen Umweltfaktoren werden diskutiert. Die Studie zeigt weiterhin, dass die Einflussfaktoren auf die Pilzdiversität zwischen den Ernährungsgilden (mutualistisch versus saprotroph) stark abweichen können. Weitere Studien sind notwendig, um die Unterschiede der Diversitätsmuster zwischen den Ernährungsgilden in Bezug auf ihre Funktionen im Ökosystem Bergfichtenwald (z. B. Baumwachstum, Nährstoffkreislauf) zu untersuchen.

Einführung

Artenvielfalt, Produktivität und Eigenschaften von Artengemeinschaften sind in der Ökologie wichtige Indikatoren für die Reaktion von Organismen auf Veränderungen der Habitatstrukturen bzw. auf Umweltfaktoren (MOORCROFT 2009). Bei den Großpilzen wissen wir bereits, dass sich z. B. die Artenzusammensetzung von Pilzgemeinschaften in kalkreichen Habitaten deutlich von derjenigen in kalkarmen unterscheidet (MICHAEL et al. 1983: 30f). Bei den Artenzahlen ist es ähnlich, beispielsweise ist sie in Nadelbaum-Monokulturen deutlich geringer als in einem alten Mischwald (BUÉE et al. 2011). Auch ist nachgewiesen, dass viele Pilzarten bei niedrigeren Temperaturen weniger Fruchtkörper produzieren (Biomasse) (STRAATSMA et al. 2001). Pilzökologische Studien haben häufig zum Ziel, die Zusammenhänge zwischen Diversitätsmustern und den zugrunde liegenden Steuergrößen aufzulösen. Die Erfassung von Umweltfaktoren ist jedoch normalerweise mit einem sehr hohen Aufwand verbunden (Umweltanalysen z. B. zur Bodenchemie, Witterung etc.).

In der vorliegenden Untersuchung gingen wir jedoch davon aus, dass wir Umweltfaktoren mit Hilfe von Zeigerpflanzen ausreichend genau beschreiben können (siehe DIEKMANN 2003). Pflanzen kann man Zeigerwerten zuordnen, die den Standort charakterisieren, so wie sie von ELLENBERG (1992) entwickelt wurden.

Die in der Pilzkunde relevanten ökologischen Kernfaktoren (vergl. SCHWANTES 1996: 149-155) für Großpilze sind die folgenden:

- **Feuchte** (Feuchtezahl F) ist der wesentliche Umweltfaktor für alle Pilze (SCHWANTES 1996: 152). Man unterscheidet hygrophile (z. B. in Mooren), mesophile (in den meisten Wäldern und Wiesen) und xerophile Pilze (z. B. auf Trockenrasen) (WEBER 1993: 260). Hinzu kommen wechselfeuchte Standorte (ELLENBERG 1992: 15)
- **Säuregrad** (Reaktionszahl R) des Bodens (pH): man unterscheidet azidophile (pH < 6,5), bodenvage (breiter pH-Bereich) und basophile (pH > 7) Pilze (WEBER 1993: 260). Ein neutraler bis hoher pH deutet häufig auf eine erhöhte Basensättigung hin (ROWELL & MUNCH 1997: 279f), ein Zeichen für eine erhöhte Verfügbarkeit von Nährstoffen.
- **Wärmebedarf** (Temperaturzahl T): Die meisten Großpilze haben zwar ein recht breites Temperaturoptimum, trotzdem gibt es thermophile (z. B. in Mainfranken), mesophile und psychrophile (z. B. Höhenlagen des Bayerischen Waldes) Pilze (WEBER 1993: 260). Auch ist dieser Faktor angesichts der Klimaveränderung von Bedeutung. Bei Kältezeigern ist zu beachten, dass sie nicht nur eine Höhenlage charakterisieren, sondern auch Sonderstandorte: Blockhalden leiten kalte Luft nach unten, in engen Tälern können sich regelmäßige Kaltluftseen bilden.
- **Lichteinstrahlung** (Lichtzahl L): Großpilze sind in ihrer natürlichen Umgebung nicht direkt von Lichteinstrahlung abhängig, aber zumindest Ektomykorrhizapilze indirekt über die Photosyntheseleistung von Wirtspflanzen. Auch wirkt sich höherer Lichtgenuss auf den Unterwuchs in Wäldern aus, also auf eine Zunahme von Pflanzenarten und Biomasse. Lichteinstrahlung bedeutet gleichzeitig Wärmestrahlung, etwas, was das Substrat ebenfalls beeinflusst, u. a. seinen Wasserhaushalt. Mehr Licht ist in Waldhabitaten auf niedrigere Beschirmungsgrade (fehlender Kronenschluss) zurückzuführen, also in der Regel auf eine geringere Baumdichte. Dies hat Auswirkungen auf das Vorkommen v. a. von Ektomykorrhizapilzen (SANTOS-SILVA et al. 2011).

Die Kontinentalitätszahl, ein geografischer Zeigerwert, spielt im Regelfall für die Pilzökologie eine untergeordnete Rolle, zumindest in Mittel- und Nordeuropa. Sie wird aber dann relevant, wenn etwa europaweite Vergleiche gezogen werden sollen.

Die verschiedenen Höhenstufen im Bayerischen Wald repräsentieren unterschiedliche Kombinationen von Umweltfaktoren, die Art und Breite ökologischer Nischen wesentlich mitbestimmen (vergl. HUTCHINSON 1957). Mit der vorliegenden Studie wollten wir zunächst herausfinden, ob es unter den Bedingungen im Bayerischen Wald einen zuverlässigen Zusammenhang (Korrelation) zwischen ermittelten

Umweltfaktoren und korrespondierenden Ellenbergschen Zeigerwerten gibt. Sollte dies nachweisbar sein, wollten wir der Frage nachgehen, ob sich Diversitätsgrößen im Umweltgradient signifikant verändern. Dabei gingen wir davon aus, dass sich saprotrophe und ektomykorrhizabildende terricole Großpilze aufgrund der unterschiedlichen Ernährungsweisen unterscheiden, weil sie unterschiedliche Prozesse im Wald steuern und dabei offenbar interagieren. Als α -Diversitätsmaße verwendeten wir in den Analysen die Artenzahl, die phylogenetische Diversität („Evolutionäres Potential“, vergl. FAITH 2006; FOREST et al. 2007) sowie die Biomasse der Fruchtkörper. Weiterhin wurde die Artengemeinschaft (Artenzusammensetzung im Probekreis) als β -Diversitätsmaß berücksichtigt, weil sie durch Umweltfaktoren maßgeblich bestimmt wird und Aussagen über den Zustand des Habitats zulässt (vergl. MARTÍNEZ DE ARAGÓN 2007).

Methoden

Die im BIOKLIM-Projekt der Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald ermittelten Standortdaten zu Temperatur (mittlere Jahrestemperatur aus geostatistischem Modell für den Zeitraum 1980-2007), Bodenfeuchte [Feuchteindex zwischen 1 (trocken) und 10 (feucht), ermittelt aus Niederschlagsdaten, Topographie und bodenphysikalischen Größen] und pH-Wert (Oberboden bis 30 cm Tiefe) sowie Lichteinstrahlung (Durchdringungsrate in % aus Laserscanner-Befliegung) von 48 Probeflächen entlang eines Umweltgradienten zwischen 650 m und 1.350 m ü. NN (für eine genaue Beschreibung der Umweltvariablen siehe BÄSSLER et al. (2008)) wurden statistisch mit den relevanten, mittleren Zeigerwerten nach ELLENBERG (1992) der in den gleichen Probeflächen aufgenommenen Pflanzen (vergl. BÄSSLER et al. 2008) verglichen (Temperaturzahl, Lichtzahl, Feuchtezahl und Reaktionszahl). Streng genommen ist es mathematisch nicht zulässig, Zeigerwerte zu mitteln. In der Praxis hat sich jedoch gezeigt, dass die Ergebnisse einer einfachen Mittelwertbildung aussagekräftig und deshalb zulässig sind (DIERSCHKE 1994: 232f).

Die Pilzdaten wurden zwischen 2009 und 2011 erhoben. Dazu hat ein Team aus Mykologen (siehe Danksagung) auf den oben beschriebenen Probeflächen von je 200 m² wöchentlich zwischen Juni und November alle Fruchtkörper terricoler Großpilze erfasst und bestimmt. Die erfassten Fruchtkörper wurden nach jeder Begehung entfernt, um Doppelzählungen auszuschließen. Die relative Biomasse wurde mit einer Näherungsformel über den mittleren Hutdurchmesser (Daten aus KNUDSEN & VESTERHOLT 2012) ermittelt: Durchmesser im Quadrat/10 (AGERER 1985; TÓTH & FEEST 2007). Auf der Basis der Gesamtartenliste wurde jede Art einem Ernährungstypus (ektomykorrhizabildend oder bodensaprotroph) zugeordnet (COMANDINI et al. 2012). Schließlich wurde für jeden Probekreis die Artenzahl, die Gesamtbiomasse (relative Biomasse jeder Art multipliziert mit der Anzahl der Fruchtkörper der jeweiligen Art) getrennt nach den Ernährungsgilden über alle drei Jahre aggregiert.

Zur Einschätzung des Verwandtschaftsgrades zwischen den Arten in den aufgefundenen Pilzgemeinschaften wurde die phylogenetische Diversität mit Hilfe von bereits publizierten phylogenetischen Bäumen (Kladogrammen) bestimmt (s. Anhang). Die Vorgehensweise entspricht somit dem Stand der Wissenschaft. Grundlage für die phylogenetische Diversität in den Probekreisen ist die mittlere Distanz zwischen Arten auf der Basis der Astlängen, eine Größe, die die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Arten repräsentiert.

Wie weit Umweltwerte und Ellenbergzahlen korrelieren wurde mit einer linearen Regressionsanalyse ermittelt. Die gleiche Methode kam für die Zusammenhänge zwischen den Diversitätsmaßen und den mittleren Ellenbergzahlen zur Anwendung. Zur Überprüfung der statistischen Signifikanz wurden in allen Fällen die Steigung der Regressionsgeraden, das Bestimmtheitsmaß (R^2) und das Signifikanzniveau berechnet. Details zu den statistischen Methoden sind dem Anhang zu entnehmen.

Ergebnisse

Alle getesteten Zusammenhänge zwischen den mittleren Ellenbergzahlen und den gemessenen bzw. modellierten Umweltfaktoren sind signifikant (Anhang II, Abb. 1). Die Güte des Zusammenhanges (siehe die R^2) variiert jedoch erheblich (R^2 von 18 - 50 %). Abb. 2-5 im Anhang II zeigen die Zusammenhänge der Diversitäts-Zielgrößen (Artenzahl, Biomasse, phylogenetische Diversität und Artengemeinschaft) mit den mittleren Ellenbergzahlen für Temperatur, Licht, Feuchte und Säuregrad (Reaktionszahl). Demnach steigt die Artenzahl beider Gilden (ektomykorrhizabildende- und saprotrophe Pilze) bei steigender Temperatur und den Saprotrophen auch bei steigendem pH (Anhang II, Abb. 2). Licht und Feuchte haben im Untersuchungsgebiet keinen signifikanten Einfluss auf die Artenzahl.

Dies stellt sich bei der relativen Produktivität (Biomasse) anders dar: Mit steigender Temperatur sinkt sie bei saprotrophen Pilzen, mit steigender Licht- und Feuchtezahl steigt die Produktivität der Saprotrophen (Anhang II, Abb. 3). Die Produktivität der Ektomykorrhizapilze wird durch keinen der vier Umweltfaktoren signifikant beeinflusst.

Ebenfalls nicht signifikant ist der Einfluss von Temperatur, Licht und Feuchte auf die phylogenetische Diversität, wie die Signifikanzzahlen zeigen (Anhang II, Abb. 4). Lediglich im Falle der saprotrophen Pilze ist eine Abnahme der phylogenetischen Diversität mit zunehmender mittlerer Reaktionszahl (pH-Wert) zu verzeichnen.

Auf die Artengemeinschaften zeigen alle vier Umweltfaktoren in beiden Gilden einen erheblichen Einfluss (Anhang II, Abb. 5). Besonders ausgeprägt ist dies bei der mittleren Temperatur-, Reaktions- und Lichtzahl: mit zunehmender Temperatur und Reaktionszahl werden die Gemeinschaften ähnlicher untereinander, bei zunehmender Lichtzahl unähnlicher.

Diskussion

Was viele Mykologen von der Anwendung von Ellenbergzeigerwerten abhält, ist die Vermutung, dass die Ellenbergschen Zeigerwerte zu diffus sind, um verwertbaren Nutzen zu haben. Vor allem die bekannte Kleinräumigkeit von Pilzhabitaten lässt Zweifel aufkommen, ob Zeigerpflanzen ausreichend sensitive Indikatoren sind. Insgesamt gilt aber, dass gemessene Standortbedingungen in Mitteleuropa gut mit den Ellenbergschen Zeigerwerten korrelieren, vor allem dann, wenn auf ein Spektrum von Zeigerarten (statistisch) zurückgegriffen wird (DIERSCHKE 1994: 226). Dabei sollte beachtet werden, dass eingehende klima- oder bodenkundliche Untersuchungen aus finanziellen Gründen häufig nicht praktikabel sind (vergl. GLAVAC 1996: 193).

Die vorliegende Studie zeigt, dass zumindest im Untersuchungsgebiet Bayerischer Wald, die Korrelationen zwischen den ermittelten Umweltfaktoren und den Zeigerwerten signifikant sind, mit gewissen Einschränkungen im Fall der Feuchtigkeit. Hier ist die Korrelation schwächer, was mit hoher Wahrscheinlichkeit auf die Methodik zurückzuführen ist, mit der die Feuchte indirekt abgeschätzt wurde (nicht direkt gemessen, siehe Methoden). Deshalb kann man sicher davon ausgehen, dass die Ellenbergschen Feuchtezahlen den lokalen Wasserhaushalt besser widerspiegeln als Verfahren, die die Feuchte aus Niederschlag, Geländeprofil bzw. -exposition, Bodeneigenschaften und verschiedenen Bodentiefen extrapolieren. Dies sollte für alle Umweltfaktoren gelten, die nicht über eine ausreichende Zeitachse messtechnisch ermittelt wurden. Insgesamt zeigen diese Ergebnisse, dass das Ellenbergsche Konzept zumindest für die ausgewählten Umweltfaktoren tauglich ist.

Die vordergründige Quantifizierbarkeit des Ellenbergschen Ansatzes darf jedoch nicht darüber hinwegtäuschen, dass die Zeigerwerte starke Vereinfachungen eines komplexen ökologischen Wirkungsgefüges sind (siehe DIERSCHKE 1994: 245) und miteinander verkoppelt sein können, wie z. B. Reaktionszahl (pH-Wert) und Kalkgehalt (ELLENBERG 1992: 69). Deshalb müssen Ergebnisse, die auf Zeigerpflanzen beruhen, immer kritisch hinterfragt werden, um Fehlinterpretationen auszuschließen (DIERSCHKE 1994: 244 ff).

Die hier vorgestellte Untersuchung der Diversitätsgrößen beschränkt sich auf Fruchtkörper, die unterirdische Artenvielfalt bzw. Produktivität wurde nicht ermittelt. Deshalb beziehen sich alle Interpretationen der Ergebnisse auf den reproduktiv aktiven Anteil der im Untersuchungsgebiet vorkommenden Arten während der Untersuchungsjahre. Diese Betrachtungsweise lässt keine abschließenden Aussagen über die ökologische Bandbreite der terricolen Großpilze im Untersuchungsgebiet zu, oder über funktionale Aspekte, wie z. B. das Baumwachstum bzw. den Substratabbau.

Trotz der aufgeführten Einschränkungen zeigen unsere Ergebnisse, dass die Verwendung der Ellenbergzahlen Rückschlüsse auf das Verbreitungsverhalten beider Gilden bei unterschiedlichen Umwelteinflüssen erlauben: Es ist z. B. nachvollziehbar, dass die Artenzahlen der Probeflächen mit Temperatur (beide Gilden)

und zunehmendem pH (nur Saprotrophe) ansteigen. Ein höherer pH geht in aller Regel mit steigender Basensättigung = Verfügbarkeit von mineralischen Nährstoffen einher (s. a. MULDER & ZWART 2003). Bei höherer Temperatur und pH verbessern sich die Wachstumsbedingungen insgesamt, d. h. der Umweltstress nimmt ab, was in aller Regel mit einer Zunahme der Artenzahlen verbunden ist. Hinsichtlich des Wärmebedarfs fanden BAHRAM et al. (2012), dass die Vielfalt von Ektomykorrhizapilzen mit sinkender Temperatur abnimmt, möglicherweise weil die Konkurrenzfähigkeit vieler Arten aufgrund geringerer Energieverfügbarkeit abnimmt. Die Artenvielfalt der Ektomykorrhizapilze wird im untersuchten pH-Bereich nicht beeinflusst, es ändert sich aber das Artenspektrum (s. unten). Auch AGERER et al. (1998) stellten keinen merklichen Einfluss des pH auf Artenvielfalt oder Produktivität fest, aber auf die Zusammensetzung der Artengemeinschaft. Die Feuchte hat wahrscheinlich wegen der geringen Schwankungsbreite (Feuchtebereich ca. 2 von 9 Stufen, s. Anhang II, Abb. 2-5) zwischen den Probeflächen so gut wie keinen Einfluss auf beide Gilden, liegt doch die Niederschlagsmenge im Untersuchungsgebiet im Mittel über 1.000 mm pro Jahr (rund die Hälfte davon in der Vegetationsperiode) (BÄSSLER et al. 2008).

Temperatur und Lichteinstrahlung bzw. Kronenschluss haben erhebliche Effekte auf die Produktivität (Biomasse) der saprotrophen Pilze. Mykorrhizapilze sind davon kaum betroffen, wahrscheinlich weil der Wirt den benötigten Kohlenstoff in Form von Zuckern liefert, vor allem gegen Ende der Vegetationsperiode (SMITH & READ 2008: 312 f; EGLI et al. 2011). Je höher eine Probefläche liegt (= abnehmende Temperatur), desto mehr Biomasse produzieren die saprotrophen Pilze. Offenbar profitieren hier die Arten, die unter kälteren Bedingungen als in tieferen Lagen die reichlicher vorhandenen, noch wenig zersetzten Substratanteile nutzen können (Lignin zersetzende Arten, vergl. OSONO 2007). Dadurch wirkt sich die Nahrungskonkurrenz durch Mykorrhizapilze deutlich geringer aus, weil diese aufgrund ihrer enzymatischen Ausstattung überwiegend zersetztere und meist tiefer liegende Nahrungsressourcen nutzen, z. B. zur Aufnahme von Stickstoff und Phosphor (vergl. SMITH & READ 2008). Zur Absicherung sollte in weiteren Studien die Humusmächtigkeit als Nahrungsressource mit berücksichtigt werden. Wesentlichen Einfluss dürfte auch die Tatsache haben, dass in höheren Lagen des Bayerischen Waldes die Wasserversorgung besser ist (BÄSSLER et al. 2008) und damit Mykorrhizapilze einen geringeren Konkurrenzdruck ausüben (BENDING 2003), weil ihre Eigenschaft, dem Substrat Wasser zu entziehen, weniger zum Tragen kommt. Dies deckt sich auch mit unserem Ergebnis, dass eine höhere Feuchtezahl mit höherer relativer Biomasse der Fruchtkörper saprotropher Pilze korreliert (Anhang II, Abb. 5).

Ein sehr ähnlicher Mechanismus dürfte der hochsignifikant vermehrten Produktivität von saprotrophen Pilzen bei höherer, den Boden erreichender Einstrahlung zugrunde liegen: Mehr Licht (= geringerer Kronenschluss) bedeutet mehr Unterwuchs und damit eine höhere Vielfältigkeit der Streuschicht und Anreicherung von organi-

schen Nährstoffen. Gleichzeitig gelangt mehr Niederschlag in die Streuschicht, weil die Interzeption geringer ist, d. h. es wird weniger Wasser abgefangen und wieder verdunstet, auch wenn die Bodenflora und die Streuschicht ihrerseits Niederschlag auffängt und verdunstet. Die Gesamtbilanz kann trotzdem positiv sein, weil die Bodenflora den Boden selbst vor Verdunstung schützt (MITSCHERLICH 1971: 207 f). Um solche Effekte im Untersuchungsgebiet besser einschätzen zu können, sind weitere Untersuchungen und ggf. Feldexperimente erforderlich.

Die phylogenetische Diversität wird durch die ausgewählten Umweltfaktoren wenig beeinflusst. Lediglich bei saprotrophen Pilzen führt ein steigender Boden-pH zu geringerer phylogenetischer Vielfalt, also zu einem engeren Verwandtschaftsverhältnis der saprotrophen Arten zueinander. Dies könnte bedeuten, dass eine bessere Versorgung mit mineralischen Nährstoffen andere Nischeneigenschaften überlagert und damit die Nischen ähnlicher macht. Dies wiederum führt zur Besiedlung mit Arten aus einem engeren Verwandtschaftsbereich, vermutlich weil sie ähnliche Eigenschaften mitbringen (CHAVE 2009). Sie verdrängen damit Arten (Anhang II, Abb. 2), die auf nährstoffarme Nischen angewiesen und konkurrenzschwach sind. WIENS et al. (2010) führen ein analoges Beispiel an: Nach von Menschen verursachter Nischenverarmung (z. B. durch Anlegen von Monokulturen) bleiben enger verwandte Arten übrig. Im Vergleich der Gilden fällt auf, dass die phylogenetische Diversität der fruktifizierenden Ektomykorrhizapilze nur auf steigende Temperaturen reagiert, während die der saprotrophen Pilze durch alle ausgewählten Umweltfaktoren beeinflusst werden, wobei nur die Licht- und die Feuchtezahl positiv korrelieren. Ein geringerer Kronenschluss geht einher mit einer höheren Vielfalt der Streuschicht durch vermehrten Unterwuchs (vergl. OTTO 1994: 87, 209-216), was eine höhere Vielfalt ökologischer Nischen bedeutet. Dadurch könnte die Wahrscheinlichkeit steigen, dass ein breiteres Verwandtschaftsspektrum bei den fruktifizierenden saprotrophen Pilzen Fuß fassen kann, sofern nicht Ektomykorrhizapflanzen (z. B. Jungbäume) im Unterwuchs dominieren. Die Zunahme der phylogenetischen Diversität der saprotrophen Pilze mit zunehmender Feuchte ist trotz der geringen Feuchteschwankungen im Untersuchungsgebiet deutlich (Anhang II, Abb. 4). Auch hierbei könnte ein Erklärungsansatz bei den Ektomykorrhizapilzen gesucht werden, die der Streuschicht Wasser entziehen (BENDING 2003), was sich aber bei erhöhter Wasserverfügbarkeit weniger auswirken sollte. Die saprotrophen Pilze fruktifizieren bei besserer Wasserversorgung häufiger (Anhang II, Abb. 3). Die Studie basiert auf dem Fruchtkörperaufkommen. Insofern könnte die Temperatursensitivität der phylogenetischen Diversität von Ektomykorrhizapilzen ein Sekundäreffekt sein, der auf einen höheren Photosyntheserate des Wirtes und damit auf eine höhere Bereitstellung von Zuckern zurückzuführen ist: Der Konkurrenzdruck unter den Ektomykorrhizapilzen nimmt ab, seltenere Arten entfernterer Verwandtschaftsgrade können möglicherweise in Fruchtkörperbildung investieren. Auch wenn diese Erklärungsversuche zunächst spekulativ sind, stehen die Ergebnisse im Einklang mit Befunden von TEDERSOO et al. (2012), der in einer weltweiten Analyse von über

50 Studien die phylogenetische und Artendiversität von Ektomykorrhizapilzen u. a. mit der Temperatur korreliert hat. Bei steigenden mittleren Jahrestemperaturen stieg die Vielfalt der Ektomykorrhizapilze bis zu einem Optimum von ca. 15 °C.

Die Interpretationen zur phylogenetischen Diversität müssen mit Vorsicht aufgenommen werden. Sie beziehen sich auf Untersuchungen, die auf der Analyse ribosomaler DNS beruhen und nicht auf funktionaler DNS, also den Genabschnitten, die das Umweltverhalten der Pilze prägen. Um die Schlussfolgerungen in Studien wie dieser zu verifizieren, bedarf es breit angelegter molekulargenetischer Untersuchungen auf der funktionalen Ebene.

Die Zusammensetzung der Artengemeinschaften auf den verschiedenen Probekreisen (β -Diversität) beider Gilden reagiert deutlich auf alle vier Umweltfaktoren (Anhang II, Abb. 5) und korrespondiert somit mit Untersuchungen von JUMPPONEN & EGERTON-WARBURTON (2005). Offenbar wesentliche Determinanten ökologischer Nischen von Großpilzen sind Temperatur und der pH, die bei Anstieg ähnlichere Pilzgemeinschaften mit sich bringen, und die Lichtverfügbarkeit bzw. Auflichtungen im Kronenschluss. Überraschend ist hier der hochsignifikante Effekt des letzteren Faktors: Bei zunehmender Kronenverlichtung werden die Artengemeinschaften in den Probekreisen entlang des Umweltgradienten unähnlicher. Bei Ektomykorrhizapilzen ist experimentell nachgewiesen, dass sich Artengemeinschaften bei unterschiedlicher Beleuchtung drastisch ändern können (KUMMEL & LOSTROH 2011), auch wenn sich dies nicht auf Fruchtkörper bezog. Dies sind Aspekte, denen bislang unter natürlichen Bedingungen kaum Beachtung geschenkt wurde. Offenbar wirken sich die dadurch verursachten Einflüsse auf das Bodensubstrat (siehe oben und JUMPPONEN & EGERTON-WARBURTON 2005) und auf das Konkurrenzverhältnis zwischen beiden Gilden stark diskriminierend aus. Mit steigendem pH werden sich die Artengemeinschaften ähnlicher (Anhang II, Abb. 5), vielleicht ein Ausdruck von weniger Umweltstress, z. B. wegen der besseren Verfügbarkeit von Phosphor (SMITH & READ 2008: 147) und Stickstoff (AGERER 2013). Die Feuchte hat etwas weniger Einfluss, wahrscheinlich wegen der geringen Schwankungsbreite (siehe Diskussion oben).

Schlussfolgerungen

Die Signifikanzzahlen der vorliegenden Modellrechnung zeigen, dass Zeigerwerte weit besser als ihr Ruf sind, besonders dann, wenn sie in breiteren Datensätzen Verwendung finden können. Wie vor allem die Effekte der Lichteinstrahlung bzw. der Kronenverlichtung zeigen, erlauben auch die Ellenbergschen Zeigerwerte ökologische Einblicke in bislang wenig bekannte Zusammenhänge.

Bei Faktoren, die saisonalen Schwankungen unterliegen und messtechnisch einen relativ großen Aufwand erfordern, wie z. B. die Feuchte, sind Zeigerwerte wahrscheinlich überlegen, weil sie integrierte Werte darstellen. Auch Pflanzen, die Kalk, Magerböden, Rohböden, Bodenverdichtung und Salinität anzeigen, sind in der Pilzkunde zur weiteren Differenzierung von Standorten wahrscheinlich sinnvoll einsetzbar (siehe auch LICHT 2012).

Insgesamt zeigen die Ergebnisse dieser Studie, dass es für die mykologisch-ökologische Forschung von großem Vorteil ist, wenn bei der Aufnahme von Pilzfunden und bei Kartierungen die wichtigsten Begleitpflanzen festgehalten werden. In Anbetracht der teilweise unerwarteten Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung sind weitere Studien angezeigt, um die Unterschiede der Diversitäts- bzw. Produktivitätsmuster zwischen den Ernährungsgilden in Bezug auf funktionale Ökosystemprozesse zu untersuchen. Es geht u. a. um den Einfluss auf die Fitness des Wirtes, auf den Abbau organischer Substanz, auf den Kohlenstoff-, Phosphor- und Stickstoffkreislauf bzw. insgesamt um den Beitrag dieser Pilze zur Funktionsfähigkeit der Artengemeinschaft im Bergfichtenwald.

Danksagung

Wir danken allen, die an der Erfassung der Daten mitgewirkt haben. Hier sei insbesondere Peter Karasch, Andreas Gminder, Heinrich Holzer, Dr. Lothar Krieglsteiner und Andreas Kunze herzlich gedankt. Dies gilt in gleicher Weise für die zahlreichen Diplomanden, Master- und Bachelorstudenten, die zum Projekt beigetragen haben. Ein weiterer Dank gilt Prof. Reinhard Agerer für die kritische Durchsicht des Manuskripts und seine wichtigen Hinweise.

Literatur

- AGERER R (1985): Zur Ökologie der Mykorrhizapilze. – J. Cramer Vaduz, 160 S.
- AGERER R (2013): Exploration and Exploitation Strategies of Ectomycorrhizal Fungi. - *Nova Acta Leopoldina* **114**(391): 201-219.
- AGERER R, TAYLOR A, TREU R (1998): Effects of acid irrigation and liming on the production of fruit bodies by ectomycorrhizal fungi. - *Plant and Soil* **199**(1): 83-89.
- BAHRAM M, PÖLME S, KÖLJALG U, ZARRE S, TEDERSOO L (2012): Regional and local patterns of ectomycorrhizal fungal diversity and community structure along an altitudinal gradient in the Hyrcanian forests of northern Iran. - *New Phytologist* **193**(2): 465-473.
- BÄSSLER C, FÖRSTER B, MONING C, MÜLLER J (2008): The BIOKLIM Project: Biodiversity Research between Climate Change and Wilding in a temperate montane forest – The conceptual framework. - *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz* **7**: 21-33.
- BENDING GD (2003): Litter decomposition, ectomycorrhizal roots and the 'Gadgil' effect. - *New Phytologist* **158**(2): 228-229.
- BINDER M, HIBBETT DS (2006): Molecular systematics and biological diversification of Boletales. - *Mycologia* **98**(6): 971-981.
- BUÉE M, MAURICE J-P, ZELLER B, ANDRIANARISOA S, RANGER J, COURTECUISSIE R, MARÇAIS B, LE TACON F (2011): Influence of tree species on richness and diversity of epigeous fungal communities in a French temperate forest stand. - *Fungal Ecology* **4**(1): 22-31.
- CHAVE J (2009): Competition, neutrality, and community organization. In LEVIN SA: *The Princeton Guide to Ecology*. - Princeton University Press, Princeton & Oxford: 264-273.
- COMANDINI O, RINALDI AC, KUYPER TW (2012): Measuring and estimating ectomycorrhizal fungal diversity: a continuous challenge. In PAGANO M: *Mycorrhiza: Occurrence and Role in Natural and Restored Environments*. - Nova Science Publishers, Incorporated: 165-200.

- DIEKMANN M (2003): Species indicator values as an important tool in applied plant ecology – a review. - *Basic and Applied Ecology* **4**(6): 493-506.
- DIERSCHKE H (1994): Pflanzensoziologie: Grundlagen und Methoden. - UTB GmbH, 683 S.
- EGLI S, AYER F, PETER M, EILMANN B, RIGLING A (2010): Is forest mushroom productivity driven by tree growth? Results from a thinning experiment. - *Annals of forest science* **67**(5).
- ELLENBERG H (1992): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen (ohne Rubus). - Erich Goltze GmbH & Company, 258 S.
- FAITH DP (2006): The role of the phylogenetic diversity measure, PD, in bio-informatics: getting the definition right. - *Evolutionary bioinformatics online* **2**: 277-283.
- FOREST F, GRENYER R, ROUGET M, DAVIES TJ, COWLING RM, FAITH DP, BALMFORD A, MANNING JC, VAN DER BANK M, REEVES G (2007): Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. - *Nature* **445**(7129): 757-760.
- GLAVAC V (1996): Vegetationsökologie.: Grundfragen, Aufgabe, Methoden. - Utb Fischer, 358 S.
- HUTCHINSON GE (1957): Concluding remarks. - Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology **22**(2): 415-427.
- JUMPPONEN A, EGERTON-WARBURTON LM (2005): Mycorrhizal fungi in successional environments: a community assembly model incorporating host plant, environmental, and biotic filters. In DIGHTON J, WHITE JF, OUDEMANS P: The fungal community - its organization and role in the ecosystem. - Taylor & Francis, Boca Raton: 139-168.
- KNUDSEN H, VESTERHOLT J, Eds. (2012): Funga Nordica: Agaricoid, boletoid, clavaroid, cyphelloid and gasteroid genera. - Nordsvamp Copenhagen, 1083 S.
- KUMMEL M, LOSTROH P (2011): Altering light availability to the plant host determined the identity of the dominant ectomycorrhizal fungal partners and mediated mycorrhizal effects on plant growth. - *Botany* **89**(7): 439-450.
- LEYER I, WESCHE K (2007): Multivariate Statistik in der Ökologie: Eine Einführung. - Springer DE, 221 S.
- LICHT W (2012): Zeigerpflanzen: Erkennen und bestimmen. - Quelle + Meyer, 485 S.
- MARTÍNEZ DE ARAGÓN J, BONET J, FISCHER C, COLINAS C (2007): Productivity of ectomycorrhizal and selected edible saprotrophic fungi in pine forests of the pre-Pyrenees mountains, Spain: predictive equations for forest management of mycological resources. - *Forest Ecology and Management* **252**(1): 239-256.
- MATHENY PB, CURTIS JM, HOFSTETTER V, AIME MC, MONCALVO JM, GE ZW, YANG ZL, SLOT JC, AMMIRATI JF, BARONI TJ (2006): Major clades of Agaricales: a multilocus phylogenetic overview. - *Mycologia* **98**(6): 982-995.
- MICHAEL E, HENNIG B, KREISEL H (1983): Handbuch für Pilzfreunde. 1. Die wichtigsten und häufigsten Pilze mit besonderer Berücksichtigung der Giftpilze. - G. Fischer, 408 S..
- MITSCHERLICH G (1971): Wald, Wachstum und Umwelt. 2. Waldklima und Wasserhaushalt. - Sauerländer, Frankfurt a. M., 365 S.
- MONCALVO J-M, VILGALYS R, REDHEAD SA, JOHNSON JE, JAMES TY, CATHERINE AIME M, HOFSTETTER V, VERDUIN SJ, LARSSON E, BARONI TJ (2002): One hundred and seventeen clades of euagarics. - *Molecular phylogenetics and evolution* **23**(3): 357-400.
- MOORCROFT PR (2009): Biodiversity patterns in managed and natural landscapes. In LEVIN SA: The Princeton Guide to Ecology. - Princeton University Press, Princeton & Oxford: 445-457.

- MULDER C, ZWART D DE (2003): Assessing fungal species sensitivity to environmental gradients by the Ellenberg indicator values of above-ground vegetation. - *Basic and Applied Ecology* **4**(6): 557-568.
- OSONO T (2007): Ecology of ligninolytic fungi associated with leaf litter decomposition. - *Ecological Research* **22**(6): 955-974.
- OTTO HJ (1994): *Waldökologie*. – Ulmer, 391 S.
- ROWELL DL, MUNCH JC (1997): *Bodenkunde: Untersuchungsmethoden und Ihre Anwendungen*. - Springer-Verlag GmbH, 614 S.
- SANTOS-SILVA C, GONÇALVES A, LOURO R (2011): Canopy cover influence on macrofungal richness and sporocarp production in Montado ecosystems. - *Agroforestry Systems* **82**(2): 149-159.
- SCHWANTES HO (1996): *Biologie der Pilze*. – Ulmer, 477 S.
- SMITH SE, READ DJ (2008): *Mycorrhizal symbiosis*. - Academic Press, 787 S.
- STRAATSMAN G, AYER F, EGLI S (2001): Species richness, abundance, and phenology of fungal fruit bodies over 21 years in a Swiss forest plot. - *Mycological Research* **105**(5): 515-523.
- TEDERSOO L, BAHRAM M, TOOTS M, DIÉDHIU AG, HENKEL TW, KJOELLER R, MORRIS MH, NARA K, NOUHRA E, PEAY KG (2012): Towards global patterns in the diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi. - *Molecular Ecology* **21**(17): 4160-4170.
- TÓTH B, FEEST A (2007): A simple method to assess macrofungalsporocarp biomass for investigating ecological change. - *Botany* **85**(7): 652-658.
- WEBB CO, ACKERLY DD, McPECK MA, DONOGHUE MJ (2002): Phylogenies and community ecology. - *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**:475-505.
- WEBB CO, ACKERLY DD, KEMBEL SW (2008): Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. - *Bioinformatics* **24**(18): 2098.
- WEBER H (1993): *Allgemeine Mykologie*. - Gustav Fischer Jena, 541 S.
- WIENS JJ, ACKERLY DD, ALLEN AP, ANACKER BL, BUCKLEY LB, CORNELL HV, DAMSCHEN EI, DAVIES TJ, GRYNES JA, HARRISON SP (2010): Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. - *Ecology letters* **13**(10): 1310-1324.



Hans Halbwachs

Besondere Interessen: Technische Methoden in der Pilzforschung (Pilzphysiologie, Umweltmesstechnik, Labortechniken); Ökologie der Pilze, v.a. Saftlinge und Mykorrhizapilze



Claus Bässler

Zuständig im Nationalpark Bayerischer Wald für die mykologische Forschung.
Schwerpunkt: Ökologie der Pilze

Anhang I: Statistische Methoden

Zur Ermittlung der phylogenetischen Diversität wurde zunächst auf der Basis aller aufgefundenen Arten ein Stammbaum erstellt. Als Grundlage dieses Stammbaumes fand die Topologie Verwendung, welche in Mycobank (www.mycobank.org) dokumentiert ist. Dieser grobe Baum wurde dann mit Hilfe von Einzelstudien weiter aufgelöst (BINDER & HIBBETT 2006, MATHENY et al. 2006, MONCALVO et al. 2002). Mit Hilfe dieses, auf ribosomaler DNS basierenden „semi-phylogenetischen“ Baumes konnte dann die phylogenetische Diversität („mean pairwise distance“, für eine genauere Beschreibung siehe WEBB et al. (2002)) an jedem Probekreis errechnet werden. Anschließend wurde die standardisierte Effektgröße (standardised effect size) mit Hilfe eines Nullmodells ausgerechnet (WEBB et al. 2008). Auf diese Weise ist gewährleistet, dass die phylogenetische Diversität am Probekreis unabhängig von der Artenzahl ist. Um auch eine Reaktion der charakteristischen Artenzusammensetzung am Probekreis mit den mittleren Ellenbergzahlen testen zu können, wurden aus einer PCA (Principal Component Analysis) die „Scorewerte“ der ersten Achse extrahiert (für eine genauere Beschreibung von Ordinationsmethoden siehe z. B. LEYER & WESCHE 2007).

Um den Zusammenhang zwischen den mittleren Ellenbergzahlen und den gemessenen bzw. modellierten Umweltfaktoren zu testen, kamen lineare Modelle zur Anwendung. Hierbei wurden vorher die Variablen logarithmiert, um auf der Basis der Steigung (Parameter) der Regression den Zusammenhang beider Variablen interpretieren zu können. Alle Zielgrößen (Artenzahl, Biomasse, phylogenetische Diversität, Artenzusammensetzung) wurden ebenfalls auf der Basis von linearen Modellen gegen die mittleren Ellenbergzeigerzahlen getestet. Da die Zielgröße Biomasse keiner Normalverteilung folgte, wurde diese vor dem Test ebenfalls logarithmiert. Da jede Zielgröße viermal getestet wurde (die mittleren Ellenbergzeigerzahlen Temperatur, Licht, Feuchte und Reaktion entsprechen vier unabhängigen Variablen) mussten die p-Werte Bonferroni-adjustiert werden (siehe <http://mathworld.wolfram.com/BonferroniCorrection.html>). Zur Interpretation des Ergebnisses wurde das adjustierte R^2 , die Signifikanz (Bonferroni-adjustiert) sowie der t-Wert (Parameter geteilt durch Standardfehler) verwendet. Diese Analysen erfolgten nach den Ernährungsgilden getrennt. Da die mittleren Ellenbergzahlen nicht ganz unabhängig voneinander sind, wurde auf einen multiplen Testansatz (multiple Regression) verzichtet.

Anhang II: Abbildungen 1-5

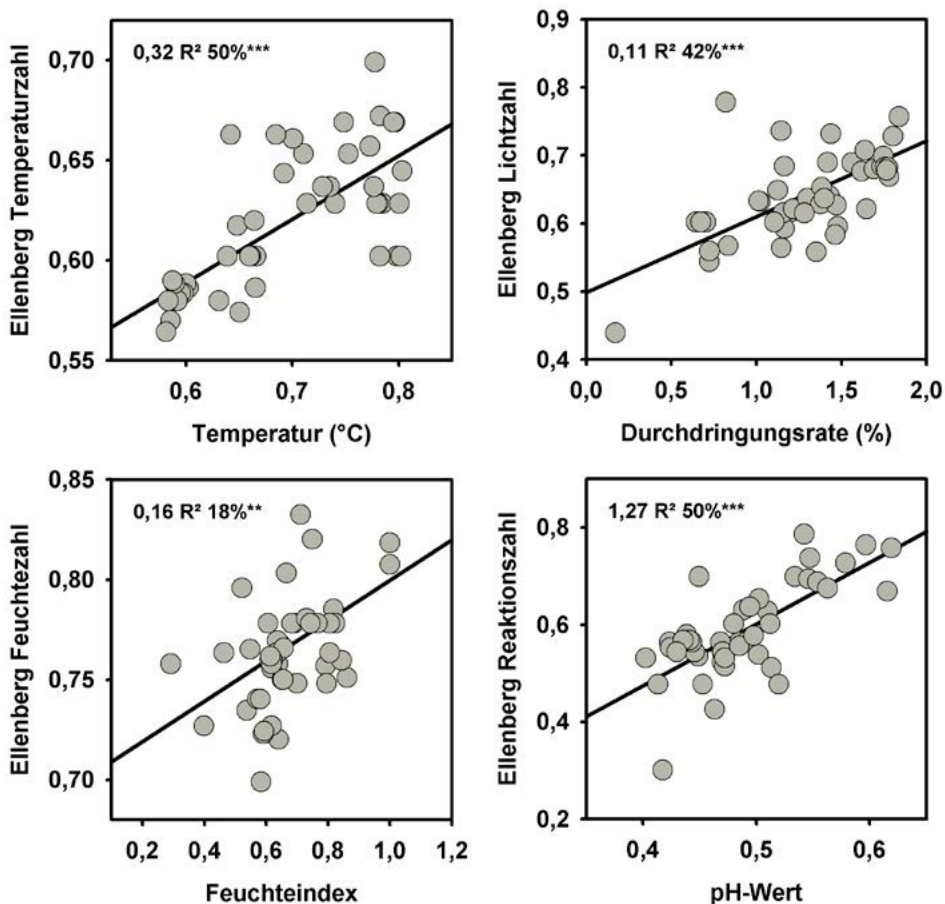


Abb. 1: Scatterplots der gemessenen Umweltvariablen (Temperatur, Durchdringungsrate, Feuchteindex, pH-Wert, siehe auch Methoden) versus mittlere Ellenberg-Zeigerwerte (Temperaturzahl, Lichtzahl, Feuchtezahl, Reaktionszahl). Alle Werte wurden logarithmiert, um sie zu normieren und damit vergleichbar zu machen. Die Grafiken zeigen Regressionsgeraden. Je steiler eine solche Gerade ist und je enger die Werte um diese Gerade liegen, um so deutlicher korrelieren Zeiger- und ermittelte Werte. Je diffuser die Werte verteilt sind und je flacher die Korrelationsgerade ist, um so schwächer ist der Zusammenhang. Die Grafiken in Abb. 2-5 sind in ähnlicher Weise zu interpretieren. Insgesamt zeigt die Abb. 1, dass sowohl die ermittelten Umweltvariablen, als auch die Ellenbergschen Zeigerwerte signifikant korrelieren, ein Nachweis für die Tauglichkeit des Ellenberg'schen Ansatzes. Der Steigungswert sowie das adjustierte R^2 mit Signifikanz ($** < 0.01$, $*** < 0.001$) aus dem linearen Modell sind angegeben.

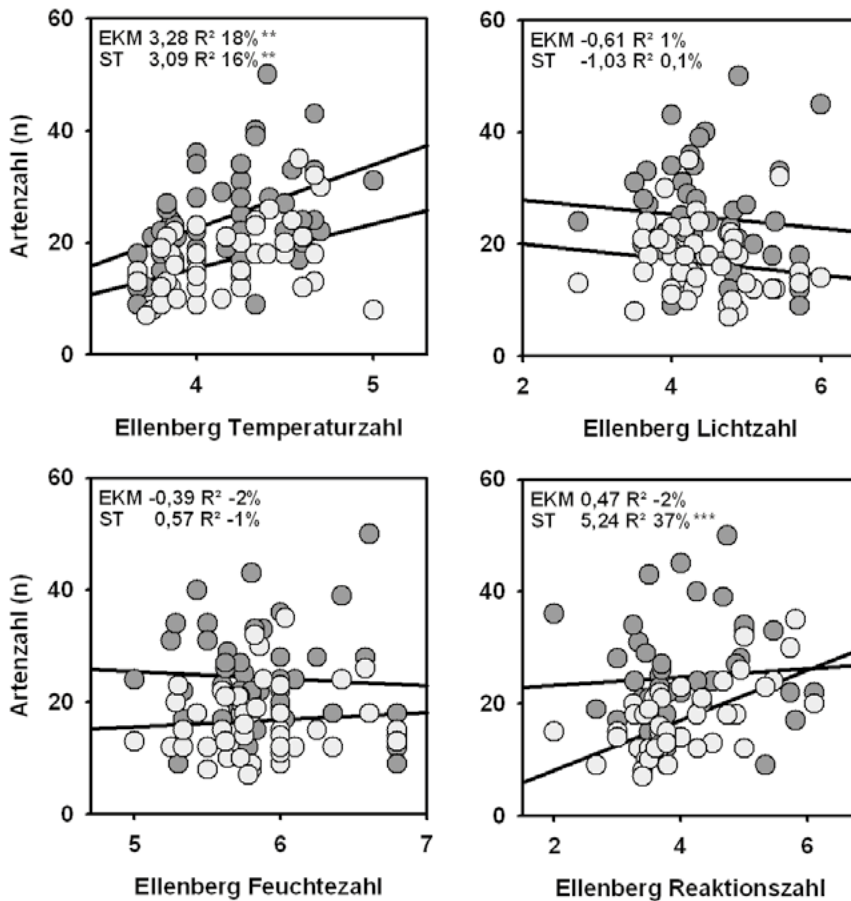


Abb. 2: Artenzahl versus Ellenberg-Zeigerwerte für Ektomykorrhizapilze (EKM, dunkelgrau) und saprotrophe Pilze (ST, hellgrau). Die standardisierte Effektgröße (siehe Statistische Methoden) sowie das adjustierte R^2 (mit Signifikanz, ** < 0.01, *** < 0.001) für jede Gilde aus dem linearen Modell sind angegeben.

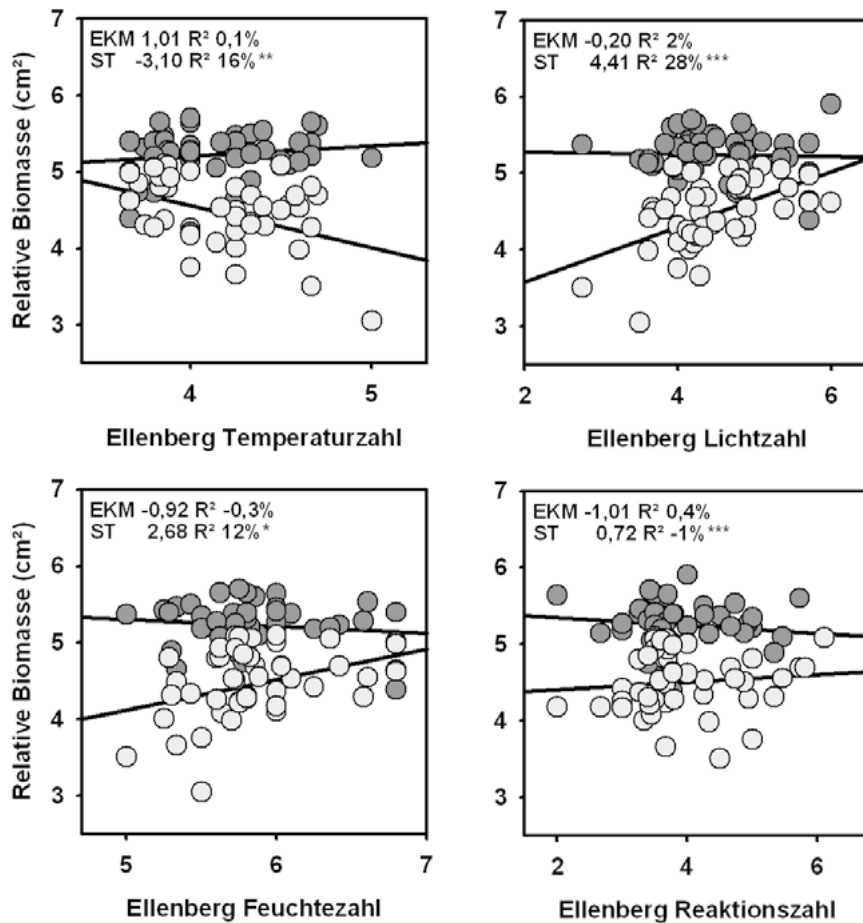


Abb. 3: Relative Fruchtkörperbiomasse (siehe Methoden) versus Ellenberg-Zeigerwerte für Ektomykorrhizapilze (EKM, dunkelgrau) und saprotrophe Pilze (ST, hellgrau). Die standardisierte Effektgröße (siehe Statistische Methoden) sowie das adjustierte R^2 (mit Signifikanz, $* < 0.05$, $** < 0.01$, $*** < 0.001$) für jede Gilde aus dem linearen Modell sind angegeben.

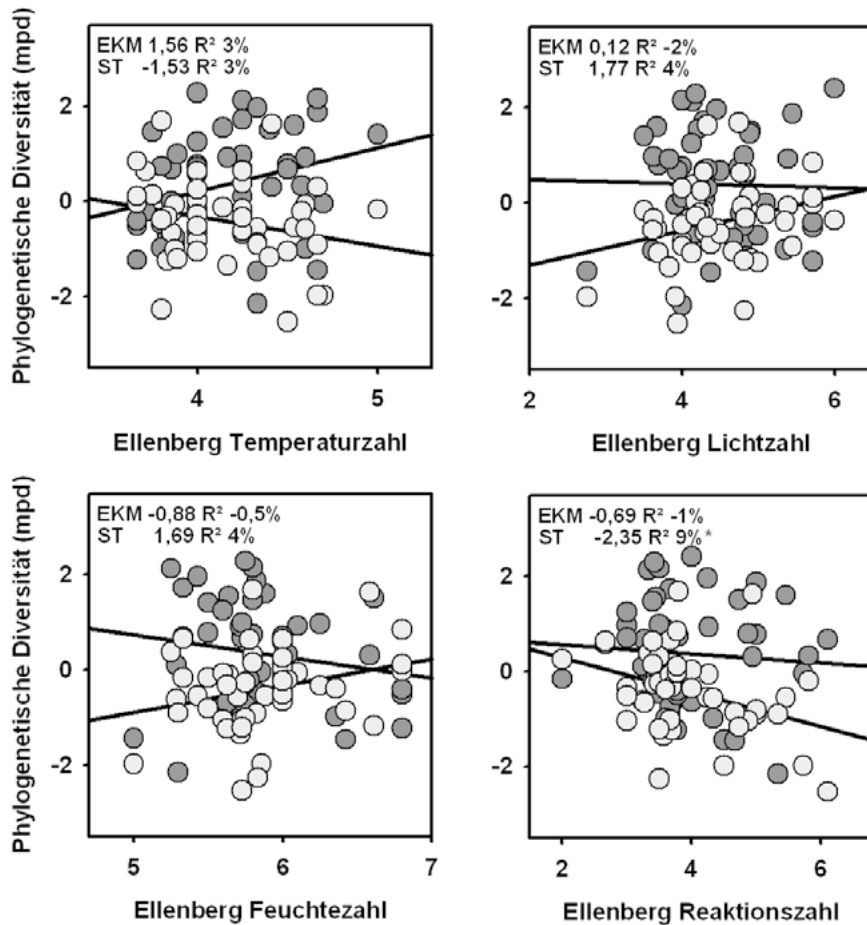


Abb. 4: Phylogenetische Diversität (mean pairwise distance, siehe Statistische Methoden) versus Ellenberg-Zeigerwerte für Ektomykorrhizapilze (EKM, dunkelgrau) und saprotrophe Pilze (ST, hellgrau). Die standardisierte Effektgröße (siehe Statistische Methoden) sowie das adjustierte R^2 (mit Signifikanz, * < 0.05) für jede Gilde aus dem linearen Modell sind angegeben.

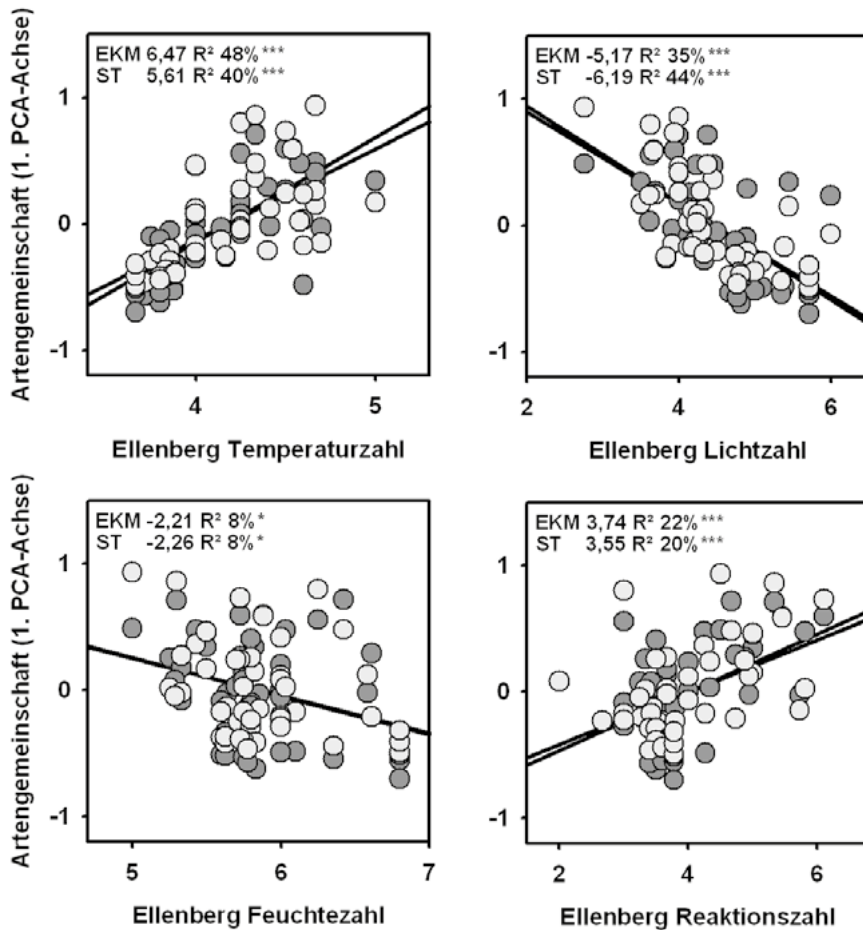


Abb. 5: Artengemeinschaft (erste Achse einer PCA, siehe Statistische Methoden) versus Ellenberg-Zeigerwerte für Ektomykorrhizapilze (EKM, dunkelgrau) und saprotrophe Pilze (ST, hellgrau). Die standardisierte Effektgröße (siehe Statistische Methoden) sowie das adjustierte R^2 (mit Signifikanz, * < 0.05, *** < 0.001) für jede Gilde aus dem linearen Modell sind angegeben.



Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

Dieses Werk stammt aus einer Publikation der DGfM.

www.dgfm-ev.de

Über [Zobodat](#) werden Artikel aus den Heften der pilzkundlichen Fachgesellschaft kostenfrei als PDF-Dateien zugänglich gemacht:

- **Zeitschrift für Mykologie**
Mykologische Fachartikel (2× jährlich)
- **Zeitschrift für Pilzkunde**
(Name der Heftreihe bis 1977)
- **DGfM-Mitteilungen**
Neues aus dem Vereinsleben (2× jährlich)
- **Beihefte der Zeitschrift für Mykologie**
Artikel zu Themenschwerpunkten (unregelmäßig)

Dieses Werk steht unter der [Creative Commons Namensnennung - Keine Bearbeitungen 4.0 International Lizenz](#) (CC BY-ND 4.0).



- **Teilen:** Sie dürfen das Werk bzw. den Inhalt vervielfältigen, verbreiten und öffentlich zugänglich machen, sogar kommerziell.
- **Namensnennung:** Sie müssen die Namen der Autor/innen bzw. Rechteinhaber/innen in der von ihnen festgelegten Weise nennen.
- **Keine Bearbeitungen:** Das Werk bzw. dieser Inhalt darf nicht bearbeitet, abgewandelt oder in anderer Weise verändert werden.

Es gelten die [vollständigen Lizenzbedingungen](#), wovon eine [offizielle deutsche Übersetzung](#) existiert. Freigelegter lizenzierte Teile eines Werks (z.B. CC BY-SA) bleiben hiervon unberührt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Mykologie - Journal of the German Mycological Society](#)

Jahr/Year: 2013

Band/Volume: [79_2013](#)

Autor(en)/Author(s): Halbwachs Hans, Bässler Claus

Artikel/Article: [Umweltfaktoren und die Diversität von Großpilzen: eine Analyse mit Ellenbergischen Zeigerwerten 583-600](#)